

**Univerzita Karlova v Praze**  
Přírodovědecká fakulta  
Ekologická a evoluční biologie



Bakalářská práce

**Diversita měkkýších společenstev temperátních lesů:  
modelový případ Křivoklátska**

**Diversity of molluscan assemblages of temperate forests:  
model case of Křivoklátsko**

**Eliška Sobotová**

Školitelka: RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Praha 2012

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 17.08.2012

# Obsah

<b>Abstrakt</b> .....	4
<b>Poděkování</b> .....	4
<b>1. Úvod</b> .....	5
<b>2. Cíle bakalářské práce</b> .....	7
<b>3. Faktory ovlivňující výskyt měkkýšů temperátních lesů</b> .....	7
3.1. Vápník, pH a vlhkost.....	7
3.1.1. Vápník.....	7
3.1.2. pH.....	9
3.1.3. Vlhkost .....	10
3.1.4. Ellenbergovy indikační hodnoty .....	12
3.2. Teplota.....	14
3.3. Skladba a struktura vegetace a vlastnosti opadanky .....	14
3.3.1. Vliv člověka na lesní porosty .....	14
3.3.2. Stáří porostu .....	15
3.3.3. Vlastnosti a hloubka opadanky .....	17
3.3.4. Mrtvé dřevo.....	17
3.4. Světlo.....	19
3.5. Charakter krajiny.....	19
3.5.1. Místní podmínky vs. vlastnosti krajiny .....	19
3.5.2. Fragmentace krajiny.....	20
3.6. Další faktory.....	22
3.6.1. Uhličitán vápenatý – role odlišného zdroje.....	22
3.6.2. Negativní vliv konkrétních druhů rostlin .....	22
3.6.3. Antropogenní acidifikace .....	23
3.6.4. Umělé vápnění.....	23
3.6.5. Dusík .....	24
<b>4. Křivoklátsko</b> .....	25
4.1. Přehled terestrických plžů Křivoklátska.....	26
4.2. Reliéf a vegetační kryt.....	27
4.3. Diplomová práce .....	27
<b>5. Závěr</b> .....	28
<b>6. Seznam citované literatury</b> .....	29

## **Abstrakt:**

Moje bakalářská práce shrnuje výzkumy týkající se vlivu faktorů prostředí a mikrohabitátů na společenstva plžů temperátních lesů: především na jejich diverzitu a abundanci.

Většina autorů považuje za hlavní faktory ovlivňujícími společenstva lesních plžů vlhkost, množství vápníku a zachovalost porostu. V míře vlivu dalších faktorů se však někteří rozcházejí: někdo považuje za silný činitel druhovou skladbu lesní vegetace, někdo výši pH, další vyzdvihuje roli odlišného zdroje uhličitanu vápenatého.

Některé studie si svými výsledky odporují, mou snahou bylo také poukázat na tyto rozdíly. Řada faktorů prostředí je obtížně měřitelných a proto jedním z řešení by mohlo být použití Ellenbergových indikačních hodnot k jejich vyjádření.

V druhé části bakalářské práce se věnuji modelovému příkladu CHKO Křivoklátsko, jako oblasti s de facto nepřerušným vývojem lesní krajiny, což je v rámci střední Evropy unikátní.

## **Abstract:**

My bachelor thesis summarizes the impact of environmental factors and microhabitats on temperate forest snail assemblages: mainly on their diversity and abundance.

Most authors consider humidity, calcium content and forest condition the main factors, which influence forest gastropod assemblages. However, others have a different view on the importance of another factors such as composition of the forest vegetation, pH, the role of different sources of calcium carbonate.

Some studies contradict themselves. My aim was also to point out these differences. Many of environmental factors are measurable with difficulties. Using of Ellenberg's indicator values seems to be an interesting alternative possibility to classical measurement.

The importance of Křivoklátsko PLA is highlight as the landscape of continual forest development, which is unique within Central Europe.

## **Poděkování:**

Především bych ráda poděkovala své školitelce RNDr. Lucii Juříčkové, PhD. za velikou pomoc a cenné připomínky, Petrovi K. za trpělivost a rodičům za pevné nervy.

# 1. Úvod

---

Temperátní lesy, zonální ekosystém mírného pásma severní i jižní polokoule, jsou význačné především střídáním vegetačních sezón (alespoň 120 dní) s obdobím zimního klidu a velkými a vysokými stromy s širokými listy, které na zimu opadají. V některých oblastech se vyskytují také jehličnany – borovice, smrk i jedle. Nejcharakterističtějším porostem jsou bučiny, dalšími nejčastějšími zástupci jsou duby a habr, ovšem také lípy, javory, jasan a jilmy. Azonálně se vyskytují suťové a lužní lesy se svými charakteristickými zástupci (pro lužní lesy např. olše, topoly a vrby).

Přirozené temperátní lesy na dobře přístupných stanovištích se však vlivem člověka téměř nezachovaly. Lesní společenstva, která opakovaně prošla cykly přirozené ztráty stanoviště a rozsáhlé expanze, obvykle řízenými periodami zalednění a meziledovými obdobími, jsou v posledním interglaciálu přetvářena globálním rozsáhlým odlesňováním, což zvyšuje zranitelnost tohoto dynamického cyklu (mj. Ložek, 1964).

Jejich přetváření započalo již před 6500 lety neolitickými zemědělci. Lidé rozšiřovali nezalesněné části krajiny pastevectvím a vypalováním temperátních lesů a jejich transformacemi na pastviny a pole, nebo je osazovali hospodářskými druhy dřevin. V minulém interglaciálu pokrývaly temperátní lesy celou střední Evropu. Dnes již téměř neexistuje území, do kterého by člověk, byť dříve v historii, nezasáhl. Má to za následek nenávratné mizení citlivých druhů organismů, ale také kolonizace nově vzniklých biotopů druhy, které by se na těchto lokalitách bez zásahu člověka nevyskytovaly. Leč obecně má tato lidská činnost za efekt snižování diverzity měkkýší fauny (mj. Martin & Sommer, 2004b).

Zrekonstruovat přirozené složení flóry a fauny středoevropského temperátního lesa v dlouhodobě osídlené krajině je velmi obtížné. Měkkýši, resp. jejich schránky, které za optimálních podmínek nepodléhají zubu času, poskytují možnost srovnání s minulým stavem

díky fosilnímu záznamu. Díky tomu můžeme například zjistit, jak dlouho může temperátní les odolávat postupujícímu vlivu člověka (Břízová & Juříčková, 2001).

Organismy, které jsou součástí ekosystému, se vzájemně ovlivňují, dále na ně má vliv neživé prostředí, ve kterém žijí. Míra vlivu prostředí se odvíjí od autonomie organismů vůči prostředí, především pak rozhoduje jejich pohyblivost (Portman, 1960).

Plži se velice pomalu pohybují (cca 1,5 mm za vteřinu) a špatně šíří, proto jsou na vlastnosti svého prostředí zcela odkázáni (mj. Kappes et al., 2009a).

Mezi faktory prostředí ovlivňující výskyt měkkýšů patří především množství vápníku, pH, vlhkost, množství opadanky, vlastnosti porostu – typ a stáří vegetace a fragmentace lesa (Juříčková et al., 2008; Martin & Sommer, 2004a,b; Horsák & Hájek, 2003; Wärebörn, 1969).

Měkkýši potřebují vápník mj. pro stavbu jejich ulit, nedostatek může rovněž omezit jejich rozmnožování, navíc vápník ovlivňuje pH prostředí. Plži žijící v lokalitách s podložím chudým na vápník jsou schopni jej získávat z listového opadu (Wärebörn, 1970).

Řada citlivých druhů měkkýšů je lesních, nevyskytují se však ve všech typech lesa. Upřednostňují lesy s ušlechtilými listnáči s citrátovým vápníkem v opadu. Vliv podkladu se zde často stírá právě vlivem příznivě působícího chemizmu opadu. Tam, kde je významná přítomnost rašeliníku, se měkkýši téměř nevyskytují (Juříčková L. et al., 2008).

## 2. Cíle bakalářské práce

---

Ve své práci se chci věnovat vlivům temperátních lesů na výskyt měkkýšů. V první části sumarizuji obecně dosavadní výzkumy a práce týkající se diversity a ekologie měkkýšů temperátních lesů. V druhé části se zaměřím na lokalitu Křivoklátsko, jako na jediné území u nás a jedno z mála v rámci střední Evropy, kde nebyl přirozený vývoj k temperátním lesům de facto přerušen vlivem člověka, a proto toto území představuje ideální a unikátní model pro studium středoevropských lesních společenstev, který může sloužit jako určitý standard.

## 3. Faktory ovlivňující výskyt měkkýšů temperátních lesů

---

### 3.1. Vápník, pH a vlhkost

V mnoha studiích na terestrických plžích byla věnována zvláštní pozornost vlivům chemických parametrů půdy. Vliv vápníku, pH a vlhkosti řadím do jedné kategorie, jelikož spolu často úzce korelují a bývá obtížné studovat separátně vliv těchto faktorů v lesním prostředí.

#### 3.1.1. Vápník

Vápník plži získávají z potravy, jedí živý a rozkládající se rostlinný materiál, houby a řasy rostoucí na dřevě, mízu, někteří mohou být i draví. Terestriční plži jsou schopni získávat vápník z kostí, parohů či půdy, dokáží vstřebávat vápník dokonce přímo chodidlem své nohy (Kado, 1960).

Vápník je pro plže důležitý, jelikož ovlivňuje pH půdy, měkkýši také potřebují vápník pro tvorbu jejich skořápek, funkci buněčných stěn, svalovou kontrakci, regulaci tekutin a další

fyziologické procesy, mj. nedostatek vápníku může omezit jejich rozmnožování (Wäreborn, 1970). Tvrdost a struktura ulit závisí na způsobu její krystalizace. Plášť plžů koncentruje vápník obsažený v krvomíze do záhybů okraje pláště, kde se tvoří krystaly a roste okraj schránky (Pfleger, 1988).

Proto vápník obsažený v půdě je jedním z hlavních faktorů, které určují měkkýší druhové bohatství a také abundanci (mj. Wäreborn, 1969, 1970).

Plži se však mohou vyskytovat i na stanovištích s podložím, které vápník neobsahuje. Mají k tomu přizpůsobené chování (adaptované druhy aktivně vyhledávají zdroj vápníku, jako například staré plži ulity) a fyziologii. Jsou schopni čerpat vápník z opadu, který jim slouží k potravě. Některé dřeviny jsou zas schopny absorbovat vápník z hlubokých vrstev podloží, zabudovat jej do pletiva a dotovat organismy, které jsou schopné získávat vápník z opadanky. Mezi takové dřeviny patří například dřínovec květnatý (*Cornus florida*). Průzkumy prokázaly, že vápník obsažený v listech dřínovce květnatého pozitivně koreluje s množstvím vápníku v opadance i půdě a s druhovou pestrostí terestrických plžů, kteří se díky tomu mohou vyskytovat i v lokalitách s na vápník chudými půdami, jejichž chemické složení by jinak nebylo výskytu plžů příznivé (Nation, 2007). Další dřevinou s obdobnými vlastnostmi, je topol osika (*Populus tremula*) (Suominen, 2003; Koivula et al., 1999). Koivula uvádí, že snížení množství osiky ve Fénoskandinávských lesích mělo za následek pokles počtu zástupců některých druhů plžů.

Plži jsou nepostradatelnou složkou potravního řetězce, díky nim dochází k zásobení jiných organismů, především obratlovců (např. ptáci, želvy, mloci, rejsci, myši, veverky či jeleni), vápníkem, ti jej potřebují především pro stavbu kostí (Martin et al., 1951), ptáci pak k tvorbě skořápek (Graveland & van der Wal, 1996).

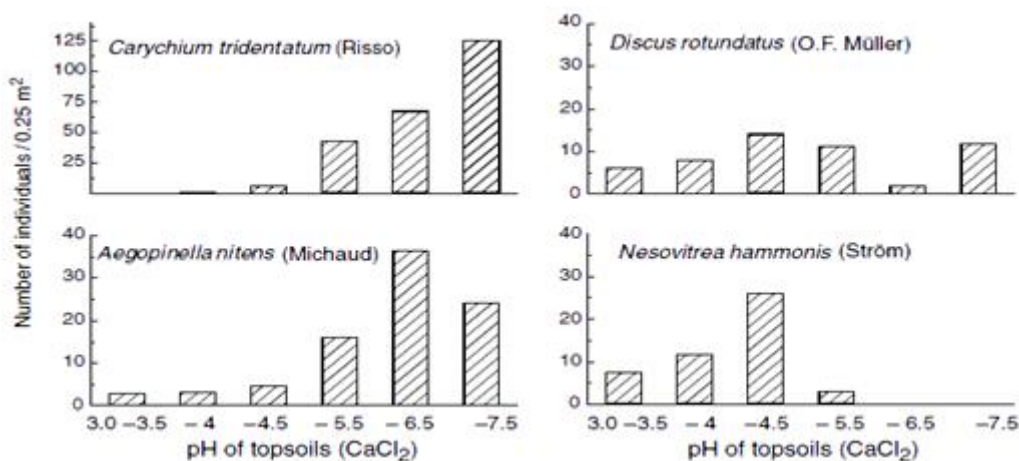


Vápník získaný z podloží je také dobrým regulátorem negativního vlivu kyselých dešťů na výskyt plžů (mj. Johnson et al., 1997). Více viz kapitola 3.6.3.

### 3.1.2. pH

pH je dle Martina a Sommera (2004a) dalším důležitým abiotickým faktorem ovlivňujícím místní rozmanitost půdní fauny. Obecně platí, že plžům vyhovuje vyšší pH, ale jak upozorňují, četnost některých druhů může stejně tak klesat se vzrůstajícím pH, stoupat se snižujícím se pH, nebo na něj nereagovat (příklady takových plžů viz Obr. 1). Byl také pozorován mírný pokles na velmi vysokých hodnotách pH (Wäreborn, 1970). Martin se Sommerem si také všimli, že optimální výška pH pro konkrétní druhy se mění v závislosti na regionu. Navíc jim pozitivní korelace s výskytem plžů vychází pouze u lesních druhů, kdežto u travnatých nepovažují pH za významný vliv (Martin & Sommer, 2004b).

Obr. 1 Příklady druhů lesních plžů s různými nároky na pH (Martin & Sommer, 2004)



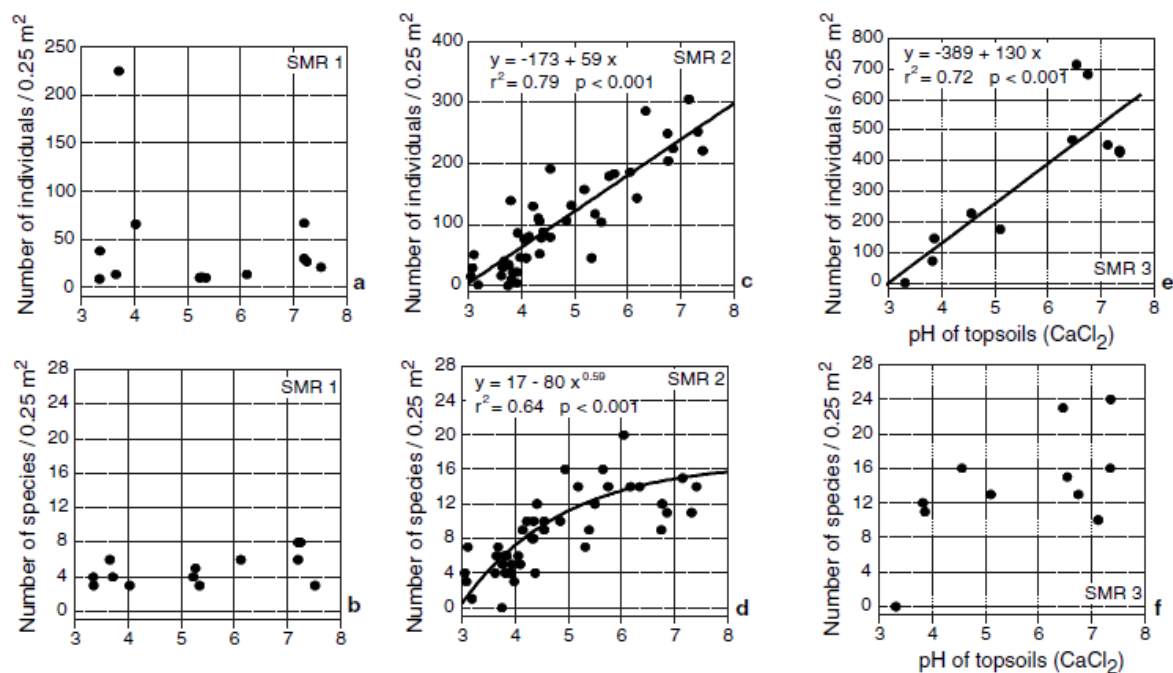
Wäreborn (1970) provedl test chování lesních plžů *Perpolita hammonis* a *Discus rotundatus* na různě kyselých roztocích. Při umístění plžů na filtrační papír namočený do roztoku s nízkým pH se plži přesunuli mimo dosah kyselého prostředí. Je pravděpodobné, že jsou plži schopni aktivně reagovat na nízké hodnoty podél spodní části pH gradientu, než dojde k jejich poškození.

Horsák et al. (2007) si položili otázku, zda je pro plže skutečně důležité přímo pH, anebo jestli je jen zástupnou proměnnou prostředí korelovanou s obsahem Ca v půdě či opadance. A výsledek byl překvapivý. Výskyt plžů je více než pH ovlivňován celkovým obsahem vápníku v půdě.

### 3.1.3. Vlhkost

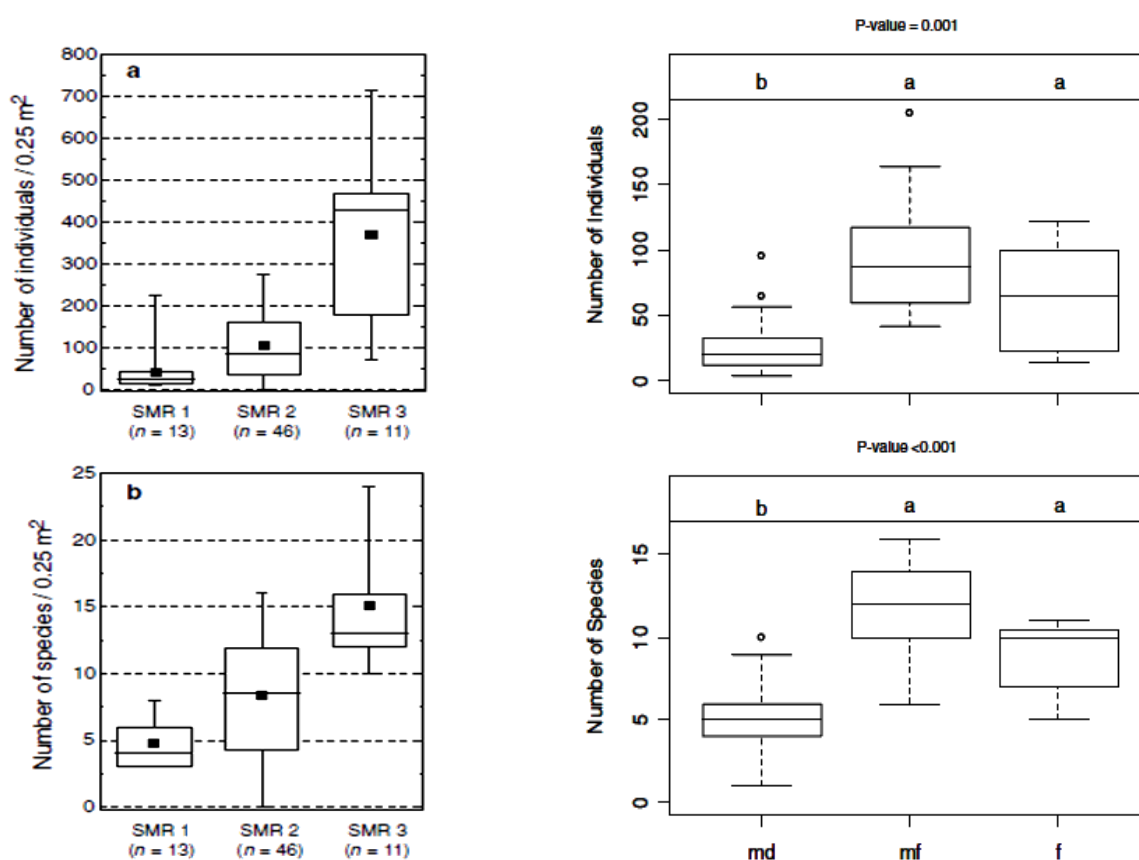
Obsah vápníku v půdě patří mezi jeden z nejdůležitějších faktorů, které ovlivňují výskyt plžů, nicméně je podstatné se uvědomit, že neméně důležitým faktorem je vlhkost půdy, jelikož vliv Ca je na ní závislý. Jak je patrné z Obr. 2, vápník téměř neovlivňuje plží diverzitu ani abundanci v místech se suchou půdou. Ve středně vlhkých půdách se výskyt plžů se vzrůstajícím množstvím Ca prudce zvyšuje, ve vlhkých půdách sice nestoupá tak prudce, ale v celkovém srovnání je výskyt plžů ve vlhkých půdách vyšší, než v půdách jen středně vlhkých (Wäreborn, 1969; Martin & Sommer, 2004a).

Obr. 2 Růst plží diverzity a abundance s rostoucím množstvím Ca (resp. rostoucím pH) v suché, středně vlhké a vlhké půdě (Martin & Sommer, 2004a)



Podle Martina a Sommera (2004a) tedy s přibývajícím vlhkostí roste druhová bohatost plžů i jejich abundance. S nimi ovšem nesouhlasí Müller et. al. (2005), z jejich studií je patrná korelace vlhkosti s výskytem plžů jen do určité míry. Podle jejich výsledků se plžům nejlépe daří ve středně vlhkých půdách, ve vlhkých lesích jejich výskyt opět mírně klesá. Na Obr. 3 vidíme rozdílné výsledky těchto dvou studií.

Obr. 3 Srovnání výsledků vlivu vlhkosti na abundanci a druhovou bohatost plžů: nalevo Martin & Sommer (2004), napravo Müller et al. (2005)



Stanovit odpovídajícím způsobem vlhkost půdy je dosti složité (mj. Martin & Sommer, 2004a), takže se měření provádí jen zřídka a v mnoha studiích byl tento faktor zcela opomíjen. To by mohl být onen zásadní rozdíl, kvůli němuž došlo v obou pracích k rozdílným výsledkům. Müller (2005) totiž údaje o vlhkosti daných lokalit převzal z map lesních půd, kdežto Martin se Sommerem (2004a) provedli důsledné výpočty za použití naměřených dat

zahrnujících průměrné srážky za mnoho let a potenciální evapotranspiraci a na základě naměřených hodnot stanovili tři kategorie půdní vlhkosti v souladu s klimatickou vodní bilancí (vypočte se odečtením evaporace od průměrných srážek).

Müller se také s Martinem a Sommerem srovnává (mj. z důvodu, že jejich výzkum byl dělán ve velmi blízkých lesích a tudíž dosti podobných ekosystémech, poznámka autorky) a tvrdí, že se jejich výsledek výzkumu rozchází z toho důvodu, že Martin se Sommerem nevzali v úvahu geografii, reliéf atd., tedy faktory, které by mohli naměřený vliv vlhkosti zkreslovat (Müller et al., 2005; Martin & Sommer, 2004a).

Ať tak či tak, můžeme vlhkost zařadit mezi nejdůležitější faktory ovlivňující měkkýší faunu temperátních lesů, mj. proto, že ovlivňuje účinek vápníku v půdě, ale také z důvodu sliznicovitého charakteru pokožky měkkýšů, která snadno vysychá, nebo možnosti vyschnutí vajíček v půdě – vajíčka jsou vůbec nejcitlivější fází k vyschnutí vůbec (Wärebörn, 1970). Martin a Sommer dokonce tvrdí, že po těžkých mechanických narušeních ekosystémů (eroze, záplavy, atd.) lze označit vlhkost za nejpodstatnější činitel vůbec.

Aby nedocházelo k podobným nesrovnalostem, měly by se metody měření sjednotit, což není vůbec jednoduché. Měření momentální vlhkosti půdy totiž nemusí odpovídat dlouhodobému stavu na dané lokalitě. Určitým slibným řešením je použití Ellenbergových indikačních hodnot jakožto zatím patrně nejpřesnější metody měření, kterou lze aplikovat individuálně na konkrétní stanoviště, aniž by došlo ke zkreslení dat (více viz další podkapitola).

#### 3.1.4. Ellenbergovy indikační hodnoty

Horsák et al. (2007) souhlasí s Martinem a Sommerem (2004a), že vlhkost patří mezi těžko změřitelné faktory a je ovlivňována momentálními výkyvy počasí, proto pro určité zprůměrování stavu prostředí dané lokality doporučuje použití bioindikátorů (druhy nebo

skupiny druhů, jejichž výskyt a stav vypovídá o dlouhodobém abiotickém či biotickém stavu životního prostředí, reflektují faktory ovlivňující prostředí a dopad jeho změn na habitat, společenstva nebo ekosystém), konkrétně rostlinných indikátorů, tzn. Ellenbergových indikačních hodnot (Ellenberg, 1992). Indikační hodnoty empiricky vyjadřují vztah mezi druhem a faktorem prostředí.

Používání rostlinných druhů jako bioindikátorů se v druhé polovině 20. století stalo běžnou praxí v zemědělství, lesnictví a ochraně přírody kvůli absenci jiných přesných měřicích metod (Ewald, 2003b), jelikož výskyt konkrétních druhů rostlin dokáže postihnout proměnnost vlastností životního prostředí (které mohou výrazně kolísat v čase a prostoru) a pro jejich snadné použití a časovou a finanční nenáročnost (Zonneveld, 1983) a také díky tomu, že jednotlivé rostlinné druhy reagují na podmínky prostředí v delším časovém úseku, než jaký postihne přímé měření faktorů prostředí, které může být postiženo pouze krátkodobým výkyvem počasí, který jinak nemá na daný biotop podstatný vliv (Ellenberg, 1992).

Metoda je založena na empirickém sledování specifických druhů, které jsou citlivé na různé faktory prostředí. Ellenberg (1992) na základě svých dlouhodobých znalostí ekologických nároků druhů propracoval systém bioindikačních hodnot druhů západní části střední Evropy. K jednotlivým druhům rostlin přiřadil indikační hodnoty pro množství dusíku, závislost na světle, teplotě a vlhkosti, kontinentalitu druhu a půdní reakci.

Horsák et al. (2007) porovnávali naměřené hodnoty jednotlivých faktorů prostředí s hodnotami, vypočítanými z Ellenbergových indikačních hodnot. Pozorovali mj. silnou korelaci mezi pH vody a Ellenbergovými půdními reakcemi odhadnutou pomocí rostlinných indikátorů. Z výzkumu vyplývá, že Ellenbergovy půdní reakce jsou nejlepším prediktorem druhového složení měkkýšů, s čímž se ztotožnil i Ewald (2003a) poté, co prověřil jejich citlivost, resp. schopnost přesných výsledků i ve chvíli, kdy se sníží druhové bohatství indikátorů.

### 3.2. Teplota

Spolu s vlhkostí, resp. srážkami teplota ovlivňuje aktivitu a reprodukci měkkýšů. Kombinace vysoké teploty a nízké vlhkosti vzduchu snižuje aktivitu hlemýžďů, avšak také inhibuje jejich růst a produkci vajec (Chang & Emlen, 1993). Richardsonova studie (1974) naznačuje, že plži reagují na nepříznivý dopad klimatu výběrem vhodných habitatů: v suchých a horkých letních měsících si nacházejí chráněná stanoviště s dostatečnou zásobou potravin.

### 3.3. Skladba a struktura vegetace a vlastnosti opadanky

#### 3.3.1. Vliv člověka na lesní porosty

V Evropě téměř neexistuje les, který by nebyl nějakým způsobem člověkem ovlivňován. Ať už šlo o vypalování lesů (patrně již od mezolitu) (Pokorný, 2011), následné využití půdy k zemědělským účelům, k pastvě dobytka, nebo vykácení původního podrostu a nahrazení lesem hospodářským, či pastevní a výmladkové hospodaření v lesích, na lesní faunu to mělo a bude mít silný dopad (mj. Wärebom, 1970; Niemela, 1997). Silné antropogenní využívání lesních stanovišť způsobilo na většině míst výrazné ochuzení druhové diversity lesní malakofauny (nejvíce jsou postiženy druhy vázané svým vývojem na padlé rozkládající se dřevo), naopak došlo k posílení druhů, které osídlily území střední Evropy právě díky zemědělské činnosti člověka, jako je např. suchomilka *Helicella itala* (Beran et al., 2005).

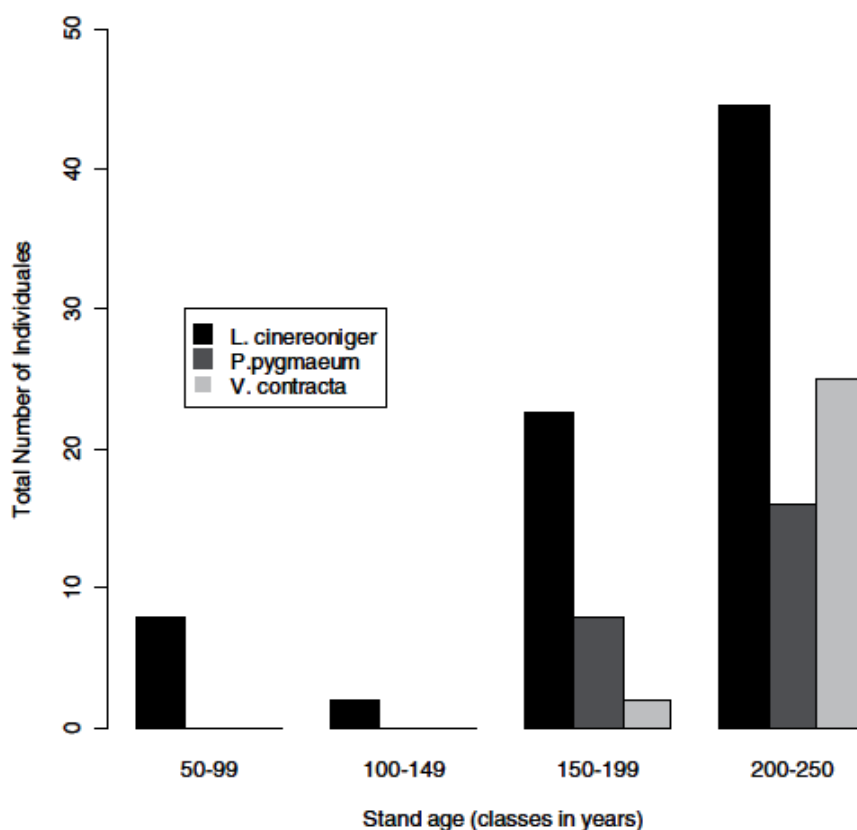
Zásahy do lesních společenstev působí na měkkýše obzvláště negativně, příčinou je jejich malá mobilita. Někteří lesní plži jsou natolik citliví, že jim v současnosti hrozí vyhynutí. Příkladem těchto citlivých druhů je kriticky ohrožená *Macrogastra latestriata* (Horsák, 2005).

Existují však i další zásahy vedle kácení a výsadby nepůvodních druhů dřevin. Například kontrola lesních požárů má nepříznivý vliv na mnoho druhů bezobratlých, kteří vyžadují cyklické vypálení substrátu (Niemela, 1997), to se však příliš netýká středoevropských lesů.

### 3.3.2. Stáří porostu

Jak upozorňují ve své studii Moning a Müller (2009), stáří podrostu má úzký vztah k druhové bohatosti, struktuře a sociálně-ekologické funkci lesních společenstev, tedy i k diverzně měkčí fauny. Lidská činnost v těchto oblastech (kácení porostu, rozšiřování hospodářských lesů atd.) má za důsledek dramatické snížení výskytu některých druhů, někdy i celých společenstev (Moning & Müller, 2009; Niemela, 1997). Moning a Müller (2009) ve své práci uvádějí příklady druhů citlivých na stáří porostu, Obr. 4. Např. *Vitrea contracta* se de facto vyskytuje pouze na stromech starších 200 let.

Obr. 4 Příklady plžů citlivých na stáří porostu (Müller et al., 2005).



Je dobře známo, že staré lesy se výrazně liší od mladých porostů v jejich ekologii, zejména v druhovém složení, funkci (toky energie a živin, cyklus vody) a struktuře. Staré lesy jsou charakteristické vyšším podílem velkých, starých stromů a velkým množstvím mrtvého dřeva (více viz kapitola 3.3.4.). Všechny odlišnosti mohou souviset s čtyřmi klíčovými složkami: velké živé stromy, velké pařezy, velké klády ležící na zemi a v tocích (Franklin et al., 1981).

Věk podrostu sice nemá přímý vliv na rozmanitost či četnost měkkýšů, avšak lze pozorovat nezanedbatelný vliv věku porostu na vlastnosti a hloubku opadanky a procentuelní vegetační pokryv, který též s výskytem terestrických plžů úzce souvisí (Millar & Waite, 1999 a 2002).

Nicméně, Hamburg et al. (2003) ve Spojených státech amerických zaznamenali zcela protichůdné výsledky. Podle jejich výzkumu se v porostu mladším než 30 let vyskytuje třikrát více plžů, než v porostu starším třiceti let, nejméně pak v porostu starším než 100 let. V mladším porostu zaznamenal dvojnásobné množství vápníku, což může souviset s faktem, že se zde vyskytuje mnohem více zástupců javoru pensylvánského (*Acer pensylvanicum*), jasanu amerického (*Fraxinus americana*) či břízy bělokoré (*Betula pendula*), kdežto ve starším je hojnější spíše buk velkolistý (*Fagus grandifolia*) a javor červený (*Acer rubrum*), jejichž listy obsahují menší množství vápníku. Zdá se tedy, že složení vegetačního pokryvu je zde významnější, než jeho stáží. Autoři se také domnívají, že mladé lesy nebo raně sukcesní druhy jsou schopné rychleji absorbovat vápník z půdy. Jak potvrzují Johnson et al. (1997), mladé porosty absorbují více vápníku, než potřebují, což vede k jeho následnému zvýšení v opadance. Tento zvýšený cyklus vápníku trvá asi 3 desítky let. S tím souvisí fakt, že kyselé deště mají menší dopad na plže obývající mladší porost právě z důvodu neustálého čerpání velkého množství vápníku z podloží (Johnson et al., 1997).



### 3.3.3. Vlastnosti a hloubka opadanky

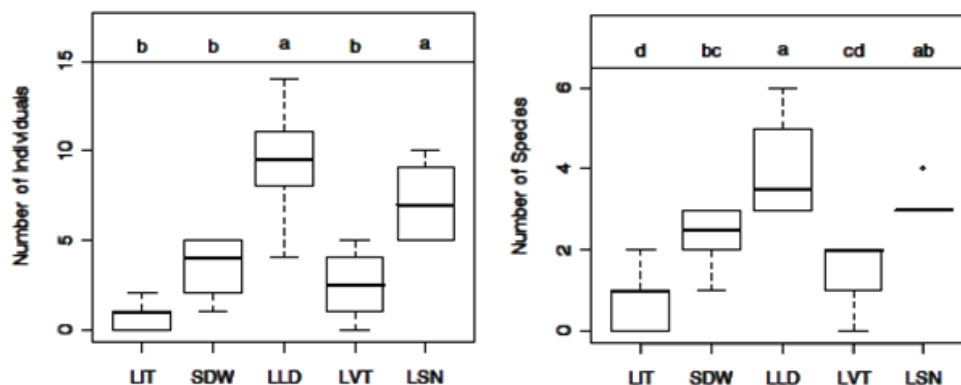
Jak už bylo řečeno, hloubka opadanky pozitivně ovlivňuje abundanci lesních plžů (Millar & Waite, 2002). Druhové složení vegetace také prostřednictvím opadanky ovlivňuje chemismus půdy, resp. její pH, plži však i přímo závisí na složení opadu, konkrétně na množství vápníku a dusíku, jelikož se opadem živí (Bishop, 1977). Vhodnými stromy pro získání opadanky optimální pro plže jsou ušlechtilé listnáče (více viz kapitola 3.6.1.). Ačkoliv někteří autoři považují vliv druhové struktury vegetace za zanedbatelný, protože většina druhů plžů jsou potraviní generalisté (mj. South, 1992), jiní naopak zdůrazňují potravní zdroje jako důležité faktory, které přispívají distribuci plžů.

Např. Chang & Emlen (1993) sledovali změny hustoty populace páskovky hajní (*Cepaea nemoralis*), měření prováděli každý měsíc a zkoumali faktory prostředí, které její abundanci ovlivňují. Výsledky studie potvrdily, že v časném létě je potrava dokonce primárně významná pro výskyt měkkýšů, čím je pak počasí více horké a suché, význam úkrytu je stále zřetelnější, i tak ovšem preferují např. čekanku (*Cichorium*) před keři, které nejsou tolik vhodné k potravě.

### 3.3.4. Mrtvé dřevo

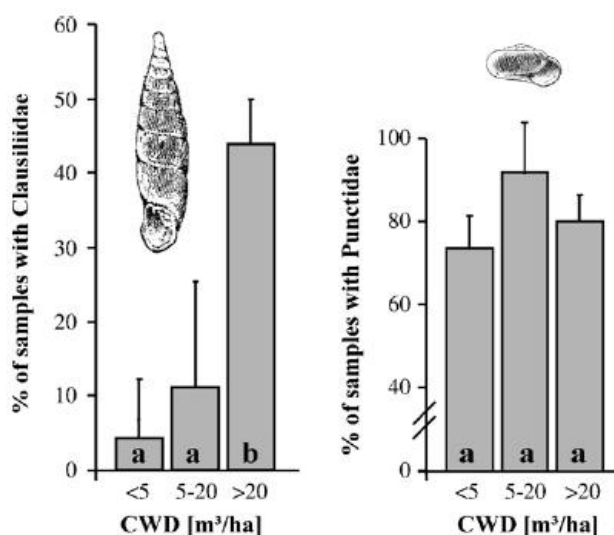
Mrtvé dřevo přispívá k vysoké druhové bohatosti lesních plžů, která stoupá v jeho blízkosti bez ohledu na množství opadanky. Někteří plži, např. *Helicodonta obvoluta* či *Causa holosericea*, jsou na mrtvém dřevě závislí, využívají jej jako prostředí s vhodným mikroklimatem (Kappes et al., 2009a). Také Müller et al. (2005) zjistili pozitivní korelaci mezi diverzitou a abundancí plžů a množstvím mrtvého a tlejícího dřeva. Z Obr. 5 můžeme vyčíst, že největší počet druhů i jedinců byl zjištěn v lokalitě s velkými ležícími kusy mrtvého dřeva, obdobný výsledek zaznamenali u plžů využívajících velké pařezy, nejslabší výsledky přinesla společenstva žijící u mladých stromů či v pouhé opadance (Müller et al., 2005).

Obr. 5 Výskyt druhů/jedinců v různých lesních mikrohabitátech LIT – opadanka, SDW – malé ležící mrtvé dřevo, LLD – velké ležící mrtvé dřevo, LVT – v dolní části velkého mladého stromu, LSN – v dolní části velkého pařezu (Müller et al., 2005).



Jak vlastně uhynulé dřeviny přispívají k bohatosti měkkyší populace? Mrtvé dřevo tvoří nové prostředí pro specializované druhy. Padlé větve, klády a velké pařezy vytvářejí mikrohabitaty, kumulují vlhkost a jejich tlející dřevo obsahuje živiny obohacující okolní půdu. Některé druhy (např. *Macrogastra latestriata*) žijí na tlejícím dřevě, další (např. *Pseudofusulus varians*) pod kůrou stromů a v padlém dřevu (Juříčková et al., 2001). Mrtvé dřevo tudíž vytváří speciální prostředí, které mohou využít specializovaní, tzn. dendrofilní plži, typické dendrofilní druhy patří do skupiny *Clausiliidae* (Kappes et al., 2009a).

Obr. 6 Srovnání výskytu druhů závislých vs. nezávislých na mrtvém dřevě (Kappes et al., 2009a).



### 3.4. Světlo

Dalším významným faktorem je světlo, v případě lesa míra hustoty, resp. zapojení korun, případně množství světlín. V prosvětlených částech lesa se objevují fotosyntetizující rostliny nižších pater a obecně světlomilné organismy. Např. výskyt zrnovky (*Pupilla alpicola*) pozitivně koreluje s řídkostí vegetace (Horsák et al., 2007).

Člověk svými zásahy učinil lesní porost více hustý (stromy v hospodářských lesích se sází blízko u sebe, mj. aby nedocházelo k jejich ohýbání a znekvalitňování dřeva určeného pro výrobu nábytku), což pozitivně koreluje s výskytem druhů tolerujících nebo vyžadujících stín, ovšem negativně s výskytem druhů světlomilných (Verheyen et al., 2012). Celkově to má za následek snížení druhové bohatosti lesních plžů (Van Calster et al., 2008).

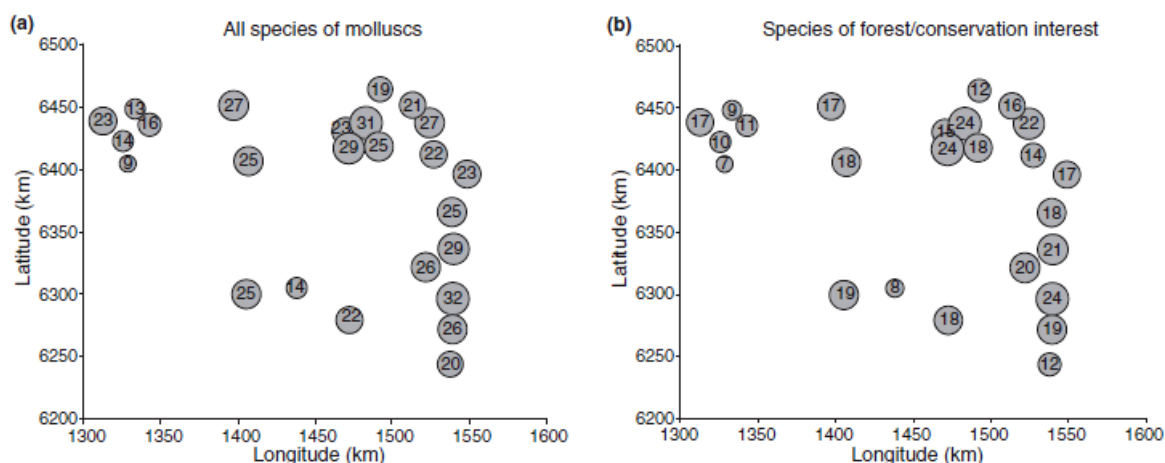
Hustá vegetace však na druhou stranu může zvýšit půdní vlhkost, což má na abundanci měkkýšů pozitivní vliv (Wäreborn, 1970).

### 3.5. Charakter krajiny

#### 3.5.1. Místní podmínky vs. vlastnosti krajiny

Gotmark et al. (2008) si položili otázku, zda jsou malí, málo pohybliví lesní živočichové (například plži) závislí spíše na lokálních vlastnostech stanoviště, které obývají, či zda na ně působí spíše krajina jako celek. Z jejich výzkumu vyplynulo, že mezi málo důležité faktory patří hustota lesa (resp. světliny), kamenitost půdy a druhové složení místní vegetace. Jako jediný důležitý lokální faktor jim vyšlo pH. Zemědělství (mj. pole způsobující otevřenost a fragmentaci krajiny) má podle nich také důležitý vliv, ne ovšem zásahy provedené v minulosti v následně rekultivované krajině. Za velice důležité faktory naopak považují geografické vlastnosti celé krajiny. Z Obr. 7 je patrné, že plži diverzita inklinuje k zvýšení směrem od západu na východ, což podle nich značí majoritní vliv topografie, klimatu a nadmořské výšky.

Obr. 7 Vzrůstající diverzita lesních plžů směrem od západu na východ (Gotmark et al. 2008).



Další vliv, který zaznamenali, je přítomnost listnatých lesů v okolních lokalitách.

Za významnější tedy považují vliv celé krajiny než místních faktorů (Gotmark et al., 2008).

Tento výzkum se v mnohém odlišoval od většiny, které jsem citovala v předchozích částech práce. Pravděpodobně to je způsobeno tím, že Gotmarkova studie probíhala ve švédských lesích, které patří mezi nejrozsáhlejší v Evropě, studovaná stanoviště jsou tedy ve srovnání s ostatními diametrálně odlišná co do rozlohy i zachovalosti vegetace a dalších složek lesa. Proto lze výsledky jeho výzkumu aplikovat například na skandinávské, kanadské či sibiřské lesy, nikoliv na plošně omezené středoevropské lesy.

### 3.5.2. Fragmentace krajiny

Fragmentace krajiny, čili rozdělení přírodních lokalit s výskytem specifických druhů rostlin a živočichů na menší a více izolované jednotky, je neopomenutelným faktorem ovlivňujícím výskyt lesních plžů. Fragmentace lesních porostů výrazně ovlivňuje i jejich mikroklima, což je pro plže zásadní. Hlavními příčinami fragmentace je zemědělství, urbanismus a využívání lineární dopravní infrastruktury. Samotný provoz, který způsobuje usmrcování a rušení živočichů, znečištění okolí, efekt fragmentace dále zesiluje (Dufek et al., 2000). Účinky

fragmentace krajín jsou tak všudypřítomné, že byly dokonce označeny jako "Hlavní hrozba pro většinu druhů mírného pásma" (Wilcove et al., 1986) a "Tou největší hrozbou pro biodiverzitu" (Noss, 1991).

Izolace jako následek fragmentace ohrožuje přežití citlivějších druhů (Dufek et al., 2000) a zpomaluje rekolonizaci. Zejména pomalu se pohybující stanovištní specialisté (rozhodující jsou mj. vlastnosti půdy či klimatické podmínky), např. někteří plži, jsou na fragmentaci a disturbance velice citliví, jelikož je pro ně obtížné, či dokonce nemožné se aktivně přesunout z jednoho fragmentu do druhého a silně závisí na pasivním rozmístění (Kappes et al., 2009b). Fragmentací se narušuje krom velikosti teritoria také jeho kvalita a klíčové ekologické funkce, což může mít pro citlivé druhy fatální následky (Wiens, 1995). Druhovú rozmanitost plžů fragmentovaných území by měla odpovídat teorii ostrova. Tato teorie předpokládá, že počet druhů se snižuje s klesající velikostí prostředí, jelikož v malých izolovaných lokalitách nejsou kolonizace a vymírání v rovnováze (MacArthur & Wilson, 1967). Např. Kappes et al. (2009b) dokázali negativní korelaci mezi zmenšováním lesa a abundancí typického lesního druhu *Limax cinereoniger*, který potřebuje území větší než 1000 ha, což výrazně překračuje velikost většiny fragmentů. Také však upozorňují, že reakce na fragmentaci je druhově specifická a zdá se, že závisí nejen na specializaci, ale i na makroklimatických podmínkách biotopů.

Wiens (1995) však upozorňuje, že nelze fragmenty přirozeného prostředí považovat za izolované ostrovy a tudíž je spravovat samostatně, jelikož jednotlivé dílky krajiny se navzájem ovlivňují v jakési mozaice krajiny. Jednoduchá analogie fragmentů k ostrovům je proto podle něj neuspokojivá, jelikož fragmenty stanovišť jsou zřídka obklopeny ekologicky neutrálním nebo nehostinným prostředím.

### 3.6. Další faktory

#### 3.6.1. Uhličitan vápenatý – role odlišného zdroje

Ačkoliv je množství vápníku v půdě jedním ze stěžejních faktorů jejich výskytu, terestrické plži dokáží žít i v lokalitách s na vápník chudým podložím. Jsou totiž schopni získat vápník nepřímo z opadanky stromů obsahujících vápník v citrátové formě. Vhodnými stromy jsou tzv. ušlechtilé listnáče – jasan, lípa, javor či jilmy, které mají navíc měkké listy, takže jejich rozklad probíhá rychleji; dub a buk nikoliv (Wärebörn, 1969).

Juříčková et al. (2008) se ve své práci zabírali otázkou, zda odlišný zdroj uhličitanu vápenatého může mít vliv na diverzitu či abundanci plžů. Jimi zkoumané lokality měly společné to, že byly obě obohaceny vápníkem, kdežto okolní matrix vápník téměř neobsahoval. První stanoviště bylo pěnovecové prameniště na andezitovém substrátu, druhé stanoviště s inertním substrátem bylo lokálně obohaceno pouze opadem stromů. Výsledek studie potvrdil, že diverzita i abundanci plžů pozitivně korelují s rostoucím obsahem Ca v půdě, na stanovišti, kde je zdrojem Ca opad, však s rostoucím obsahem v půdě rostla pouze druhová diversita, ne abundance. pH pozitivně korelovalo s Ca pouze na stanovišti s pěnovcem. Druhové složení bylo na pěnovci rozloženo podél gradientu Ca, na rozdíl od kamenitého stanoviště, kde byly druhy rozmístěny náhodně (Juříčková et al., 2008).

Z této studie jednoznačně vyplývá, že výskyt měkkýšů nesouvisí pouze s množstvím uhličitanu vápenatého v půdě či opadance, ale také na jeho zdroji.

#### 3.6.2. Negativní vliv konkrétních druhů rostlin

Tak jako některé druhy vegetace přispívají k diverzitě plžů, jiné ji naopak omezují. Negativní korelaci nachází například Martin a Sommer (2004b) u ostřice. Wärebörn (1969) zas připomíná odpudivé účinky taninu a oxalátu, které obsahuje dub.

### 3.6.3. Antropogenní acidifikace

V posledních desetiletích abundance plžů v různých částech Evropy výrazně poklesla díky kyselým dešťům, jak bylo potvrzeno studiemi zabývajícími se dopady průmyslového okyselování půd (mj. Wäreborn, 1992; Graveland & van der Wal, 1996).

Jelikož plži jsou nepostradatelnou složkou potravního řetězce, antropogenní acidifikace má dopad i na jiné živočišné druhy lesních ekosystémů. Mj. někteří ptáci (např. sýkora koňadra, hrdlička divoká) se živí plži za účelem získání vápníku pro tvorbu skořápky vajec. Ptáci si sice mohou nalézt jinou potravu, již se jim ale nepodaří doplnit chybějící vápník. Kyselé deště pak způsobují nejen nízkou reprodukční úspěšnost plžů a pokles populace plžů vede k řídnutí a množení vad ptačích skořápek a tím k snížení jejich reprodukční úspěšnosti (Graveland & van der Wal, 1996). Také Hames et al. (2002) našel korelaci mezi kyselými dešti a snížením počtu drozda lesního a má za to, že příčinou je snížení počtu plžů v dané lokalitě.

### 3.6.4. Umělé vápnění

Někteří autoři se domnívají, že by se vhodné řešení mohlo nalézat v umělém vápnění (Graveland & van der Wal, 1996; Johannessen & Solhoy, 2000).

Graveland a van der Wal (1996) po čtyři roky sledovali výskyt plžů na dvou lokalitách: první lokalita byla na vápník bohatá, současně zde zaznamenali bohatou diverzitu i abundanci plžů; druhou na vápník (a plže) chudou uměle vápnili. Po čtyřech letech se výskyt plžů na druhé lokalitě srovnal s výskytem na lokalitě první. Graveland a van der Wal došli k závěru, že vápněním lesních půd, které jsou na vápník chudé, lze minimalizovat negativní vliv kyselých dešťů na výskyt plžů.

K totožným závěrům došli i Johannessen a Solhoy, kteří pozitivní vliv vápnění pozorovali jen 5 týdnů. Kromě toho, že došlo k nárůstu druhové bohatosti plžů na daných lokalitách, se jejich počet dokonce více jak zdvojnásobil (Johannessen & Solhoy, 2000).

Najde se ovšem mnoho autorů, kteří v umělém vápnění nevidí vhodné řešení problému. Mnozí z nich upozorňují, že vápnění snižuje hustotu jiných živočišných druhů, mj. bezobratlých (Shore, 1993). Mezi bezobratlé, kteří vápněním trpí, patří např. střevlíkovití (*Carabidae*) a slíďákovití pavouci (*Lycosidae*) (Buckton & Ormerod, 1997), či někteří chvostokoci (Chagnon et al., 2001). Což má za následek snížení počtu jejich predátorů, např. rejsků trpasličích (*Sorex nanus*) (Shore, 1993).

Optimální řešení by bylo odstranění příčin kyselých dešťů, do té doby, než se tak stane, je ovšem nutné najít postupy, které by eliminovali dopady acidifikace a které by nebyly přítěží pro druhy, na které se ten který výzkum nevztahuje.

### 3.6.5. Dusík

Množství atmosférického dusíku v půdě je v dnešní době výrazně vyšší, než kdy v historii, navíc se předpokládá, že jeho podíl ještě poroste (Dentener et al., 2006). Díky tomu dochází k snížení biodiverzity rostlin (Bobbink et al., 2010), což zákonitě snižuje diverzitu ostatních organismů ekosystému. Rostlinná společenstva, součást podrostu temperátních lesů, podporují diverzitu organismů temperátních lesů (Gilliam, 2007), mj. i plžů (Müller J. et al., 2005). Přesto, účinky experimentálně přidaného dusíku na lesní porost se zdají méně konzistentní ve srovnání s účinky na travní porost (Gilliam, 2006; Bobbink et al., 2010). Některé studie dokonce naznačují, že v temperátních lesích má větší množství dusíku nulový, proměnlivý, nebo dokonce pozitivní vliv. Gilliam (2006) navrhuje potenciální příčiny této nesrovnalosti (kompetice, herbivorie, mykorhizní infekce), jde ovšem o příliš konkrétní vlivy té dané lokality, na kterou se zaměřil, a nelze je aplikovat v obecnějším kontextu. Navíc Verheyen et



al. (2012) upozorňují, že jednotlivé zkoumané lokality se lišily klimatem a typem půdy. Také připomínají, že souběžně je přirozený podrost silně ovlivněn velkými savci (jeleny, srnci, daňky či divokými prasaty), a v neposlední řadě zmiňují pokles intenzity hospodaření (mnoho starých a polopřirozených listnatých lesů se v průběhu posledních desetiletí začalo chránit, navíc bylo veliké množství hospodářských ploch opuštěno nebo nahrazeno polopřirozenými listnatými lesy z důvodu měnícího se sociálně-ekonomického kontextu), takže je velice obtížné vymezit konkrétní vliv dusíku.

Nakonec byla pozitivní korelace dusíku v půdě a výskytu plžů vyvrácena mnoha studiemi (mj. Hájek et al., 2002)

O faktorech, které Verheyen et al. (2012) zmiňují a které mohou zkreslovat výzkum vlivů konkrétních faktorů, jsem se obšírněji rozepsala právě z toho důvodu, abych poukázala na to, jak je důležité co nejdůkladněji prověřit vliv zkoumaného činitele a neopomenout další faktory, které by mohly výzkum zkreslit.

## 4. Křivoklátsko

---

Na rozdíl od většiny evropských území s temperátními lesy, která byla člověkem již od neolitu fragmentována a jinak měněna, Křivoklátsko představuje výjimečně zachovalou ukázkou středoevropské lesní krajiny. Vzdor příznivému podnebí i poměrnému dostatku obdělávatelných půd se Křivoklátsku vyhnulo husté osídlení, a to jak v pravěku, tak i později za velké středověké kolonizace, kdy zřejmě již sehrálo svou roli postavení Křivoklátska jako loveckého revíru českých panovníků (Ložek, 2009). To se projevuje i po malakologické stránce, Křivoklátsko představuje nejen na měkkýše bohatou oblast, ale především mimořádně pozoruhodnou po stránce složení a zachovalosti fauny lesních plžů (Ložek, 1975).

Díky unikátně zachovalým společenstvům Křivoklátska a navíc několika profilům fosiliferními sedimenty můžeme studovat vývoj ekosystémů v nejmladší geologické minulosti a srovnávat je s člověkem změněnou krajinou.

Tím získáváme měřítko pro hodnocení lidského vlivu a jeho následků, poslouží nám tedy také jako základ k prognózám nejbližší budoucnosti (Ložek, 1975).

#### 4.1. Přehled terestrických plžů Křivoklátska

První přehled terestrických plžů Křivoklátska publikoval Ložek (1975), později zveřejnil např. práce týkající se měkkýšů rezervace Sv. Alžběta (Ložek, 1980) a pěnovců U Eremita (1976). V rámci své disertační práce se měkkýšům zřícenin Žebrák, Točnick, Týřov a Jinčov věnovala Juříčková (2005).

Krátké sběry na několika lokalitách podnikl roku 1999 Dvořák, více lokalit bylo prozkoumáno Horsákem, Hlaváčem a dalšími roku 2000 v rámci „malakologických dnů“, tyto výzkumy však nepřidaly žádný nový druh. Novými druhy přispěl až Hlaváč v letech 2003 a 2004, výsledkem byl kromě ověření výskytu *Vertigo angustior* též nález nového druhu – *Perpolita petronella* (Zbečno, 5949, údolí Klíčavy mezi Myší dírou a nádrží Klíčava, horní břeh nádrže, porost *Carex sp.*) (Dvořák & Tučková, 2004).

Nejnovější přehled je od Dvořáka a Tučkové (2004), který je doplněn oproti přehledu Ložka (1975) o osm nově zjištěných druhů (např. běžný lesní nahý plž *Arion distinctus*).

Do roku 2004 bylo na Křivoklátsku nalezeno 97 terestrických plžů, z toho 68 lesních (což jevíce jak 50% ze všech českých lesních druhů). Celkem je na Křivoklátsku zpracováno 50 lokalit, z toho 18 lesních, např. suťový les na pravostranném přítoku Berounky ve Žloutkovicích či suťový les v NPR Týřov (Dvořák & Tučková, 2004). Sběry na dalších lokalitách zůstali nepublikované (Juříčková pers. com.)

## 4.2. Reliéf a vegetační kryt

Jak již zmiňuji v předešlých kapitolách, měkkýši jsou schopni se za určitých podmínek vyskytovat v oblastech s na vápník chudým podložím (mj. Bishop, 1977; Wärebom, 1969). Právě takové území představuje Křivoklátsko, které disponuje velice nepříznivým geologickým substrátem, avšak může terestrickým plžům nabídnout opadanku bohatou na snadno rozpustný vápenatý citrát z ušlechtilých listnáčů suťového lesa, která tento geologický nedostatek kompenzuje. Zástupci suťového lesa jsou jasany, lípy, javory či jilmy.

Také zachovalé bučiny a dubo-habrové a habrové háje nabízející dlouhověkový porost, a konečně dostatečné množství padlých kmenů a větví (mj. Ložek, 1975, 1980). Zachovalost porostu pak umožňuje výskyt i jinak velmi vzácných druhů citlivých na zásah člověka. Díky dostatku mrtvého dřeva, suťovému lesu a dostatečné vlhkosti se mnoho takových plžů vyskytuje například v státní přírodní rezervaci Sv. Alžběta na Klíčavě (Ložek, 1980).

## 4.3. Diplomová práce

Suťový les je nejčastěji zkoumanou lokalitou, jelikož je pro plže temperátních lesů neoptimálnějším biotopem, který bývá také nejméně dotčený lidskou činností. To je však také důvod, proč jsou ostatní typy lesů ve výzkumu opomíjeny. Po konzultaci se svou školitelkou RNDr. Lucií Juříčkovou, Ph.D. a RNDr. Vojenem Ložkem, DrSc. jsem se rozhodla zpracovat standardní gradient lesů ležících na planině. Díky výběru lokalit na jednotném geologickém podkladu (chudém na vápník) a terénu se budu moci čistě zabývat především vlivem porostu (stářím i druhovým složením), padlého dřeva a celkové zachovalosti stanovišť. Mj. budu porovnávat vliv mikrohabitatů a výskyt lesních měkkýšů – provedu několik sběrů na téže lokalitě – pod padlým kmenem či na patách vhodných stromu, pod menšími kusy mrtvého dřeva, v depresích a na místech se šťavnatou vegetací.

## 5. Závěr

---

Na téma faktorů ovlivňujících bohatost lesní měkkýší fauny a jejich ekologických nároků byla již uskutečněna řada výzkumů a sepsána spousta studií.

Ačkoliv jsou snadno definovatelné a víceméně se druh od druhu svými nároky neliší, vědci se místy rozcházejí v názorech, které činitele považovat za rozhodující a které jsou spíše v pozadí. V některých případech je to způsobeno porovnáváním neporovnatelného (např. nelze aplikovat poměry ve skandinávských lesích na středoevropské fragmentované lesy a remízky). Jindy jde o rozdíly vzniklé chybami v měření, či použitím nevhodných metodologií. Je nabíledni, že výzkum ekologie lesních plžů ještě není zdaleka vyčerpán, stejně tak vývoj nových a přesnějších metodologií. Navíc je nutné nehledět na konkrétní území globálním pohledem, neaplikovat slepě výsledky získané na jiném místě, ale ke každému místu přistupovat individuálně. Což ovšem neznamená, že bychom neměli stavět na již jednou nabytých vědomostech, jen je nutné na každý nový výzkum hledět nezaujatě a zbytečně si jej neulehčovat na úkor zkreslení dat.

## 6. Seznam citované literatury

---

Pozn.: hvězdičkou \* jsou označeny sekundární citace.

Beran L., Juříčková L. & Horsák M. 2005: Mollusca (měkkýši), pp. 69-74. – In: Farkač J., Král D. & Škorpík M. [eds.], Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Red list of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. – Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 760 pp.

Bishop M. J. (1977) The mollusca of acid woodland in west Cork and Kerry. Proceedings of the Royal Irish Academy, 227-244. \*

Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Cinderby S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J.-W., Fenn M., Gilliam F., Nordin A., Pardo L. & De Vries W. (2010) Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. Ecological Applications, 20: 30–59. \*

Břízová E. & Juříčková L. (2001) Bulletin of Geosciences, volume 86, issue 2; pages: 283-300

Buckton S.T. & Ormerod S.J. (1997) Effects of liming on the Coleoptera, Hemiptera, Araneae and Opiliones of catchment wetlands in Wales. Biological Conservation, 79: 43-57

Dentener F., Stevenson D., Ellingsen K., Van Noije T., Schultz M., Amann M., Atherton C., Bell N., Bergmann D., Bey I., Bouwman L., Butler T., Cofala J., Collins B., Drevet J., Doherty R., Eickhout B., Eskes H., Fiore A., Gauss M., Hauglustaine D., Horowitz L., Isaksen I.S.A., Josse B., Lawrence M., Krol M., Lamarque J.F., Montanaro V., Müller J.F., Peuch V.H., Pitari G., Pyle J., Rast S., Rodriguez J., Sanderson M., Savage N.H., Shindell D., Strahan S., Szopa S., Sudo K., Van Dingenen R., Wild O. & Zeng G. (2006) The global atmospheric environment for the next generation. Environmental Science & Technology, 40: 3586–3594.

Dufek J., Jedlička J. & Adamec V. (2000) Fragmentace lokalit dopravní infrastrukturou – ekologické efekty a možná řešení v projektu COST 341. Centrum dopravního výzkumu Ministerstva dopravy.

Dvořák L. & Tučková P. (2004) Přehled terestrických plžů CHKO Křivoklátsko. *Erica*, 12: 83–91.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W. & Paulissen D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd ed. *Scr. Geobotanica*, 18: 1–258. \*

Ewald J. (2003a) The sensitivity of Ellenberg indicator values to the completeness of vegetation relevés. *Basic and Applied Ecology*, 4: 507–513.

Ewald J. (2003b) The calcareous riddle: why are there so many calciphilous species in the Central European flora? *Folia Geobotanica*, 38: 357–366.

Franklin J., Cromack K., Denison W., McKee, Maser C., Sedell J., Swanson F. & Juday G. (1981) Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. Gen. Tech. Rep., PNW-GTR-118, Portland.

Graveland J. & van der Wal R. (1996) Decline in snail abundance due to soil acidification causes eggshell defects in forest passerines. *Oecologia* 105:351–360

Gilliam F. S. (2006) Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94, 1176–1191.

Gilliam F. S. (2007) The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57, 845–858.

- Gotmark F., von Proschwitz T. & Franc N. (2008) Are small sedentary species affected by habitat fragmentation? Local vs. landscape factors predicting species richness and composition of land molluscs in Swedish conservation forests. *J. Biogeogr.* 35(6):1062-1076.
- Hájek M., Hekera P. & Hájková P. (2002) Spring fen vegetation and water chemistry in the Western Carpathian flysch zone. *Folia Geobotanica* 37, 205–224.
- Hamburg S.P., Yanai R.D., Arthur M.A., Blum J.D. & Siccama T.G. (2003) Biotic Control of Calcium Cycling in Northern Hardwood Forests: Acid Rain and Aging Forests. *Ecosystems* 6:399-406.
- Hames R.S., Rosenberg K.V., Lowe J.D., Barker S.E. & Dhondt A.A. (2002) Adverse effects of acid rain on the distribution of the wood thrush *Hylocichla mustelina* in North America. *Proceedings of the National Academy of Science* 99 (17):11235-11240.
- Horsák M., Hájek M., Tichý L. & Juříčková L. (2007) Plant indicator values as a tool for land mollusc autecology assessment. *Acta Oecologica* 32: 161 - 171
- Horsák M. & Hájek M. (2003) Composition and species richness of mollusc communities in relation to vegetation and water chemistry in western Carpathian spring fens: the poor-rich gradient. *J. Moll. Stud.* 69, 349-357.
- Horsák M. (2005) Nedotčená malakofauna NPR Razula (Vstetínské vrchy, Česká republika). - *Čas. Slez. Muz. Opava (A)*, 54: 57-61.
- Chagnon M., Paré D., Hébert C. & Camiré C. (2001) Effects of experimental liming on collembolan communities and soil microbial biomass in a southern Quebec sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stand. *Appl Soil Ecol* 17:81–90.

Chang H. W. & Emlen J. M. (1993) Seasonal variation of microhabitat distribution of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Oecologia*, 93, 501–507.

Johannessen L. E. & Solhoy T. (2000) Effects of experimentally increased calcium levels in the litter on terrestrial snail populations. *Pedobiologia*, vol. 45, no. 3, pp. 234–242.

Johnson C. E., Romanowicz R. B. & Siccama T. G. (1997) Conservation of exchangeable cations after clear-cutting of a northern hardwood forest. *Can J For Res* 27:859–68.

Juříčková L. (2005) Měkkýši (Mollusca) hradů jako ekologického fenoménu. [Molluscs (Mollusca) of castles as an ecological phenomenon (Czech Republic)]. - *Malacologica Bohemoslovaca* (Sborník k 80. narozeninám RNDr. Vojena Ložka DrSc.), 3: 100-149.

Juříčková L., Horsák M., Cameron R., Hylander K., Míkovcová A., Hlaváč J.Č. & Rohovec J. (2008) Land snail distribution patterns within a site: the role of different calcium sources. *European Journal of Soil Biology*, Německo. 44: 172-179.

Juříčková L., Horsák M. & Beran L. (2001) Check-list of the molluscs (Mollusca) of the Czech Republic. *Acta Soc. Zool. Bohem.* 65: 25-40.

Kado Y. (1960) Studies on shell formation in molluscs. *Journal of Science of Hiroshima University* 19:163-210. \*

Kappes H., Jabin M., Kulfan J., Zach P. & Topp W. (2009a) Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests.

Kappes H., Jordaens K., Hendrickx F., Maelfait J-P., Lens L. & Backeljau T. (2009b): Response of snails and slugs to fragmentation of lowland forests in NW Germany. – *Landscape Ecology* 24: 685–697.



- Koivula M., Haila Y., Niemelä J. & Punttila P. (1999) Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography* 22: 424–435.
- Ložek V. (1964) Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozpravy ÚÚG*, Praha (nakl. ČSAV). 31, 374 p., 91 figs, 11 tabs, 32 pls, 3 encl.
- Ložek V. (1975) Přehled měkkýšů Křivoklátska. *Bohemia centralis*, Praha. 4: 104–131.
- Ložek V. (1976) Měkkýši pěnvců U Eremita na Křivoklátsku. *Bohemia centralis*, Praha. 5: 147–157.
- Ložek V. (1980) Měkkýši Státní přírodní rezervace Sv. Alžběta na Klíčavě. *Bohemia centralis*, Praha. 10: 207–214.
- Ložek V. (2009) Chráněná krajinná oblast Křivoklátsko po 30 letech. *Živa* 1/2009: 2–3
- MacArthur R. & Wilson E. O. (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. 224 pp.
- Martin A. C., Zim H. S. & Nelson A.L. (1951) American Wildlife and Plants: A Guide to Wildlife Food Habits. Dover, New York. 500 pp.
- Martin K. & Sommer M. (2004a) Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate-humid forest ecosystems. *Journal of Biogeography*, 31: 531–545
- Martin K. & Sommer M. (2004b) Effects of soil properties and land management on the structure of grassland snail assemblages in SW Germany. *Pedobiologia* 48, 193–203.
- Millar A.J. & Waite S. (1999) Molluscs in coppice woodland. *Journal of Conchology*, 36, 25–48.
- Millar, A.J. & Waite S. (2002) The relationship between snails, soil factors and calcitic earthworm granules in a coppice woodland in Sussex. *Journal of Conchology*. 37, 483–503.

- Moning Ch. & Müller J. (2009) Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests.
- Müller J., Strätz C. & Hothorn T. (2005) Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris.
- Nation T.H. (2007) The influence of flowering dogwood (*Cornus florida*) on land snail diversity in a southern mixed hardwood forest. *The American Midland Naturalist*, 157:137-148
- Niemela J. (1997) Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology* 11 (3), 601–610.
- Noss R.F. (1991) Landscape connectivity: Different functions at different scales. In Hudson, W.E. (ed.) *Landscape Linkages and Biodiversity*. Washington, D.C.: Island Press \*
- Pfleger V. (1988) *Měkkýši*. Praha: Artia. 191 s.
- Pokorný P. (2011) *Neklidné časy – Kapitoly ze společných dějin přírody a lidí*. Dokořán
- Portman A. (1960) *Nové cesty biologie*. *Scientia & Philosophia* 7:49–161 a 8:3–112.
- Richardson A.M. (1974) Differential climatic selection in natural populations of land snail *Cepaea nemoralis*. *Nature* 247:572-573
- Shore R. (1993) The effects of catchment liming on shrews *Sorex* spp. *Biological Conservation*, 64: 101–111
- South A. (1992) *Terrestrial Slugs: Biology, Ecology and Control*. Chapman & Hall, London.\*
- Suominen O., Edenius L., Ericsson G. & Resco de Dios V. (2003) Gastropod diversity in aspen stands in coastal northern Sweden. *Forest Ecology and Management* 175: 403–412.

- Van Calster H., Chevalier R., Van Wyngene B., Archaux F., Verheyen K. & Hermy M. (2008) Long-term seed bank dynamics in a temperate forest under conversion from coppice-with-standards to high forest management. *Applied Vegetation Science*, 11, 251–260.
- Verheyen K., Baeten L., De Frenne P., Bernhard-Romermann M., Brunet J., Cornelis J., Decoq G., Dierschke H., Eriksson O., Hedl R., Heinken T., Hermy M., Hommel P., Kirby K.J., Naaf T., Peterken G.F., Petrik P., Pfadenhauer J., Van Calster H., Walther G-R., Wulf M. & Verstraeten G. (2012) Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology* 100, 352-365.
- Wäreborn I. (1969) Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden, *Oikos* 20: 461–479
- Wäreborn I. (1970) Environmental factors influencing the distribution of land molluscs of an oligotrophic area in southern Sweden. *Oikos*, 21(2), 285-291.
- Wäreborn I. (1992) Changes in the land mollusc fauna and soil chemistry in an inland district in southern Sweden. *Ecography*, 15, 62–69.
- Wiens J. A. (1995) Habitat fragmentation: island vs. landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137: S97–S104.
- Wilcove D. S., McLellan C. H. & Dobson A. P. (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. In Soulé C. M. E. (ed.) *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*: 237-256. Sunderland, Mass.: Sinauer. \*
- Zonneveld I. S. (1983) Principles of bio-indication. *Environmental Monitoring and Assessment* 3: 207–217. \*